昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, March 2011, 54(3): 361 - 367　　ISSN 0454-6296

昆虫群落中天敌间的致死干扰竞争作用

徐海云，杨念婉，万方浩*
（中国农业科学院植物保护研究所，植物病虫害生物学国家重点实验室，北京 100193）

摘要：致死干扰竞争作用(lethal interference competition)是近些年来才被人们认识到的更为复杂的种间竞争关系，是昆虫天敌间竞争的一种极端形式，广泛存在于寄生性天敌昆虫之间。本文从其定义、作用机制、方式及其与害虫生物防治的相互关系几个方面介绍了天敌群落中的这一典型的种间相互关系。根据作用机制的不同，可将致死干扰竞争作用分为外竞争和内竞争；其通常的作用方式包括多寄生(超寄生)、复寄生、杀卵作用、寄主取食、物理攻击和生理抑制等。深入全面地研究这一种间关系对于有效生防作用物的筛选和引入，以及整个生防系统群落的稳定性具有重要意义。
关键词：昆虫群落；致死干扰竞争；种间竞争；种内竞争；生物防治；天敌；拟寄生物
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2011)03-0361-07

Lethal interference competition between natural enemies in insect community

XU Hai-Yun, YANG Nian-Wan, WAN Fang-Hao* (State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: Lethal interference competition, which is ubiquitous among many parasitoid species, is a more complicated interspecific relationship and an extreme form of competition. The special multi-specific interaction in the communities of insect natural enemies in such aspects as its definition, pathway, action mechanism and applications to biological control was reviewed. According to the different mechanisms of action, it can be classified as extrinsic and intrinsic competition. Multiparasitism (superparasitism), hyperparasitism, ovicide, host-feeding, physical attack and physiological suppression are known as several mechanisms of lethal interference competition. The main purpose of this review is to reveal this complicated interaction among multiple parasitoids and to help making a sound decision on selection, importation and release of effective biological agents. This is important to the stability of insect biological control system.
Key words: Insect community; lethal interference competition; interspecific competition; intraspecific competition; biological control; natural enemy; parasitoid

高斯假说(Gause's hypothesis)认为生态习性相近(食物、利用资源的方式相同)的两个种群不能在同一地区长期共存，即生态位相同的两个种群不能永久共存，会产生竞争排斥作用(Gause, 1934)。昆虫群落中的竞争主要指种间竞争(interspecies competition)，即两个或两个以上物种共同利用同一资源而受到的相互干扰或抑制(戈峰, 2008)。常见的多数成功入侵物种能够在入侵地建立种群并取代土著种就是因为它们具有比土著种更强的资源竞争能力,这种竞争是间接的相互作用。除了资源利用竞争，还存在着相互干扰竞争，即处于相似生态位的两种生物中的一种限制或不允许另一种接近或利用资源，如生殖干扰和劣质资源对其他生物的影响；或者是一种生物直接捕食或寄生另一种生物，如集团内捕食作用(intraguild predation, IGP)和致死干扰竞争作用(lethal interference competition)。集团内捕食作用和致死干扰竞争作用是近些年来才被人们认识到的更为复杂的种间竞争关系。集团内捕食作用，意指在同营养级别的物种间既存在着对资源的竞争关系又存在着捕食或寄生关系(马克争等, 2004)。如把杂拟谷盗 *Tribolium confusum* Duval 和锯谷盗 *Oryzaephilus surinamensis* Linne 在面粉中一起饲养时，它们不仅竞争食物，而且有相互吃卵的直接干扰(Crombie, 1947)。而狭义的 IGP 是指

基金项目：国家自然科学重点基金(30930062)；农业公益性行业科研专项(201103023)；国家重点基础研究发展计划项目(2009CB119200)
作者简介：徐海云，女，1983 年 10 月生，河北保定人，硕士研究生，主要从事外来入侵物种生物防治研究，E-mail: xuhaiyun520@sina.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: wanfh@mail.caas.net.cn
收稿日期 Received: 2010-10-22；接受日期 Accepted: 2010-12-19

在害虫综合治理中目标害虫的不同种天敌之间相互捕食、寄生的关系(马克争等, 2004)。如在防治烟粉虱 *Bemisia tabaci* Gennadius 时同时引入寡食性捕食性天敌小黑瓢虫 *Delphastus catalinae* Horn 和寄生性天敌浅黄恩蚜小蜂 *Encarsia sophia* Girault & Dodd, 小黑瓢虫就会取食体内含有浅黄恩蚜小蜂幼虫的烟粉虱若虫从而降低浅黄恩蚜小蜂的种群密度, 进而影响浅黄恩蚜小蜂对烟粉虱的控制效果(Zang and Liu, 2007)。致死干扰竞争作用是昆虫群落中天敌之间直接相互作用的另一种形式, 例如漠桨角蚜小蜂 *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich 和浅黄恩蚜小蜂之间可以通过多寄生和寄主取食作用分别使对方后代种群数量降低 50% 和 92% (Collier and Hunter, 2001), 丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* Gahan 和匀鞭蚜小蜂 *Encarsia luteola* Howard 可以通过种间杀卵作用或杀死寄主体内的异种寄生蜂幼虫后进行产卵或取食(Collier *et al*., 2007), 在被两种内寄生蜂 *Fopius arisamus* Sonan 和 *Diachasmimorpha tryoni* Cameron 多寄生的寄主地中海果蝇 *Ceratitis capitata* Wiedemann 体内, *F. arisamus* 多余的个体会受到生理抑制致死, 而 *D. tryoni* 多余的幼虫主要是受到物理攻击死亡(Wang and Messing, 2003)。

集团内捕食作用和致死干扰竞争作用二者之间既相互涵盖, 又不尽相同; 但不管是集团内捕食作用还是致死干扰竞争作用, 个体间的作用结果都是相同的, 即一种昆虫杀死另一种昆虫。对于集团内捕食作用, 马克争等(2004)已经从它的概念、类型、作用特点、与其他种间关系的区别、存在的广泛性、发生强度的影响因素、化学信息调控及其对生物防治效果的影响等几个方面介绍了天敌群落中的这一典型的种间相互关系, 使我们对其有了更好的理解。而对于寄生性天敌间的致死干扰竞争作用, 国内少有相关报道。本文从其定义、作用机制、方式及其与害虫生物防治的相互关系几个方面介绍了天敌群落中的这一典型的种间相互关系, 以期对生态位相似的天敌昆虫间的相互作用的理论研究以及田间生产实践中多种天敌昆虫联合释放的生物防治效果评估有所裨益。

1 致死干扰竞争作用的定义

致死干扰竞争作用, 通常指植食性昆虫的多种寄生性天敌间通过内外竞争作用方式使竞争双方一方致死的直接作用(Collier and Hunter, 2001)。其常见的作用方式有多寄生(超寄生)、复寄生、杀卵作用、寄主取食、物理攻击和生理抑制等(De Moraes and Lewis, 1999; Collier and Hunter, 2001; Collier *et al*., 2002, 2007)。

2 致死干扰竞争作用机制和方式

天敌之间的竞争会影响昆虫群落的大小、结构和稳定性(Force, 1974, 1985; Price *et al*., 1988)。寄主的可利用性对天敌昆虫繁殖来说是至关重要的。因此, 寄主资源的有限就会导致天敌间强烈的种内和种间竞争(van Alebeek *et al*., 1993), 这对于在 1 个寄主体内只能有 1 头寄生蜂可发育成熟的内寄生性天敌来说尤为明显(Vinson and Iwantsch, 1980)。寄生性天敌成虫在寄主定位和选择方面的竞争称作外竞争(extrinsic competition); 寄生性天敌不同龄期的幼虫在同一寄主体内的相互作用称作内竞争(intrinsic competition) (Godfray, 1994)。影响外竞争结果的主要因素包括: 天敌寻找寄主的效率、繁殖能力和天敌与寄主物候的同步性等(Lewis *et al*., 1990; Tumlinson *et al*., 1993)。已被寄生的寄主对于寄生蜂雌蜂来说是不适宜的(De Moraes *et al*., 1999)。因此, 当寄主密度较低时, 具有高效寄主定位能力的雌蜂更具竞争优势(Godfray, 1994)。当发生同一寄主被不止 1 头天敌昆虫寄生的现象时, 内竞争的结果受寄生蜂幼蜂发育速率、寄主体内的寄生蜂卵量、寄主发育阶段、产卵寄生顺序以及第一次寄生和第二次寄生的时间间隔等影响(van Strien-van Liempt, 1983; Tillman and Powell, 1992)。

因此, 繁殖成功与否部分依赖于雌蜂制止其后的产卵行为或排除再次寄生的机制(Jervis and Kidd, 1996)。值得注意的是, 寄生蜂在搜索行为、搜寻寄主时间方面的竞争优势虽属于外竞争范畴, 但因为没有对竞争者产生直接的致死作用, 所以不归于致死干扰竞争作用, 在此不予讨论。

2.1 外竞争的作用机制

2.1.1 多寄生和超寄生: 多寄生(multiparasitism)是指寄主同时被不止一种天敌寄生的情况(MacKauer, 1990)。超寄生(superparasitism)是指寄生蜂雌蜂将卵产于已被其自身或同种寄生蜂雌蜂寄生过的寄主体内的行为(van Alphen and Visser, 1990; Godfray, 1994)。寄生蜂多寄生和超寄生行为的直接后果就是同一寄主体内(或体上)存在着 2

个或 2 个以上寄生蜂后代个体。对于聚寄生/群寄生天敌来说在同一个寄主体内能有多个天敌昆虫个体正常发育。然而对于单寄生型天敌来说，在同一寄主体内只有 1 头天敌能够成功发育至成虫，这样势必会引发竞争。

近些年来，有关寄生蜂的多寄生行为研究很多。Collier 和 Hunter（2001）对烟粉虱的两种内寄生蜂漠桨角蚜小蜂和浅黄恩蚜小峰的种内和种间致死干扰竞争作用的研究发现这两种寄生蜂均可通过多寄生影响另一物种后代的繁殖。在相同的实验条件下，漠桨角蚜小蜂使浅黄恩蚜小蜂后代数量降低了 50%，而浅黄恩蚜小蜂对漠桨角蚜小蜂后代数量影响更为显著，使其降低 92%。斑须蝽卵蜂 *Trissolcus nigripedius* Nakagawa 和稻蝽小黑卵蜂 *Telenomus gifuensis* Ashmead 是农业害虫斑须蝽 *Dolycoris baccarum* Linnaeus（Heteroptera：Pentatomidae）的两种单寄生型卵寄生蜂，它们具有相似的生态位。当向两种寄生蜂分别提供异种已寄生寄主卵时，斑须蝽卵蜂和稻春小黑卵蜂都接受异种已寄生寄主，多寄生率分别为 94% 和 100%。然而不管产卵顺序如何，从被多寄生的卵中孵化出来的稻春小黑卵蜂后代始终比斑须蝽卵蜂后代更易存活（Mahmoud and Lim，2008）。在 *Sturmiopsis parasitica* Curran（Diptera：Tachinidae）和 *Cotesia sesamiae* Cameron（Hymenoptera：Braconidae）两种寄生蜂对鳞翅目谷类蛀心虫的寄生竞争中，不管实验中寄生蜂引入的次序和时间间隔（0，24 和 48 h）如何，在多寄生情况下，*S. parasitica* 总能竞争取胜，这是因为 *C. sesamiae* 从卵发育到蛹需要的时间较长，并且从蛹羽化到成蜂时成蜂死亡率较高（Mucheru *et al.*，2009）。此外，有报道认为从多寄生个体中成功羽化出来的寄生蜂其适应性会降低，并且发育时间延长和/或成虫个体变小（Harvey *et al.*，2009）。

超寄生作为多寄生的一种特殊形式也越来越受到科学工作者的关注。Khafagi 和 Hegazi（2008）报道超寄生可以改善寄主对天敌发育的适宜度。Dorn 和 Beckage（2007）从生态、行为和生理角度综述了群居膜翅目寄生蜂的超寄生行为。Darrouzet 等（2003）对单寄生型外寄生蜂 *Eupelmus vuilleti* Crowford 的超寄生行为与后代性比间的关系进行了研究报道。

2.1.2 寄主取食：寄主取食（host-feeding）是指寄生蜂雌蜂通过取食寄主组织来满足雌蜂卵成熟及产卵维持等的营养需求（Giron *et al.*，2002）。据统计，膜翅目中有 17 科 140 多种寄生蜂雌蜂可取食消耗寄主组织（Jervis and Kidd，1986）。例如烟粉虱寄生蜂雌蜂可以刺穿烟粉虱若虫体表，取食渗出的体液来获得其卵巢发育所必需的蛋白质（van Lenteren，1987）。在破坏性取食寄主的物种中，探测和取食的行为可以导致寄主的死亡；对于已被寄生的寄主，还可能导致寄主体内寄生蜂卵或幼虫的死亡。因此，取食寄主既可以产生种内干扰竞争又可以产生种间干扰竞争（Collier and Hunter，2001）。丽蚜小蜂会取食同种寄生的寄主，也可以通过取食杀死含有硕恩蚜小蜂 *Encarsia pergandiella* Howard 卵的寄主来负面影响异种寄生蜂的后代数量（Collier *et al.*，2002）。Yu 等（1990）发现 *Aphytis melinus* DeBach 可以多寄生并取食已被 *Encarsia perniciosi* Tower 寄生的鳞翅目昆虫，*A. melinus* 对已寄生寄主的取食和多寄生导致寄主体内 *En. perniciosi* 幼虫的死亡，同时观察到 *A. melinus* 也破坏性的取食同种寄生的寄主。Ueno（1999）记录了两种姬蜂科昆虫，*Pimpla nipponica* Uchida 和 *Itoplectis naranyae* Ashmead 取食被异种寄生的寄主的现象；*I. naranyae* 同样也取食被同种寄生的寄主。取食已寄生的寄主可能是寄生群落中一种普遍存在的相互作用的重要机制，特别是在生物防治体系中，破坏性取食已寄生寄主的寄生者可以不均匀的定殖，并能够成功地控制相关的不进行寄主取食的物种（Jervis *et al.*，1996）。

2.1.3 复寄生：寄生性天敌昆虫中存在着这样一种天敌——自复寄生蜂（autoparasitoids，heterohomous hyperparasitoids），它们将受精的雌性卵产在同翅目寄主上而将未受精的雄性卵产在同种或异种寄生蜂幼虫上；雄蜂为复寄生蜂而且最终会杀死所寄生的寄生蜂幼虫（Walter，1983）。这种寄生方式被称作复寄生（hyperparasitism）。浅黄恩蚜小蜂、*Encarsia tricolor* Förster、硕恩蚜小蜂以及菜蛾啮小蜂 *Oomyzus sokolowskii* Kurdjumov 等均为该种生殖方式。

复寄生蜂对不同寄主的嗜好性会影响同一生物群落中同时存在的其他物种的相对丰度，还会影响寄生蜂种群对寄主种群的遏制作用。当向 *En. tricolor* 雌蜂同时提供同种已寄生寄主和异种（耕恩蚜小蜂 *Encarsia inaron* Walker 或丽蚜小蜂）已寄生寄主时，*En. tricolor* 对两种已寄生寄主都表现出明显的嗜好性（Avilla *et al.*，1991；Williams，1991）。Bográn 和 Heinz（2002）通过观察异主发育寄生蜂硕

恩蚜小蜂对不同寄主的产卵模式，评价了其对初级寄主烟粉虱和同种或异种二级寄主（丽蚜小蜂和蒙氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus mundus* Mercet）的嗜好性，结果表明：硕恩蚜小蜂对两种异种寄主的寄生率要高于对同种寄主的寄生率，且硕恩蚜小蜂寄生丽蚜小蜂寄主的概率与蒙氏桨角蚜小蜂寄主的概率无显著差异，但是，当处理中同时含有 3 种寄生蜂（蒙氏桨角蚜小蜂，丽蚜小蜂和硕恩蚜小蜂）已寄生寄主时，硕恩蚜小蜂对同种寄主的寄生率与对异种寄主的寄生率相当。此外，Gerling（1983）及 Hunter 和 Kelly（1998）都注意到浅黄恩蚜小蜂的自复寄生是在寄主体内发育中的寄生蜂老熟幼虫或早期蛹上进行；而寄主的发育阶段并不显著影响硕恩蚜小蜂对寄主的选择（Bográn and Heinz，2002）。

复寄生是干扰竞争的一种方式，在许多方面与其他的种内和种间相互作用如同类相食、集团内捕食、取食已寄生寄主、兼性重寄生和多寄生相似。所有这些现象的共同特点就是直接导致同种或异种寄生者的死亡。

2.1.4 杀卵作用：杀卵作用（ovicide）是寄生性天敌处理已寄生寄主的另一行为策略。杀卵作用可分为种内杀卵作用和种间杀卵作用。外寄生蜂的种间杀卵作用多有描述（Infante *et al*.，2001；Perez-Lachaud *et al*.，2004）；对内寄生蜂的杀卵作用的研究也多倾向于种内（Arakawa，1987；Netting and Hunter，2000；Yamada and Kitashiro，2002；Yamada and Ikawa，2003），种间杀卵作用的研究涉及很少（Collier *et al*.，2007）。在外寄生蜂的杀卵作用例子中，雌蜂可以吃掉或者用产卵器刺死第一头雌蜂的卵。而内寄生蜂如丽蚜小蜂雌蜂只用产卵器刺死已寄生寄主体内的寄生蜂卵，而后产卵于该寄主（Netting and Hunter，2000）。因为外寄生蜂的卵暴露于寄主体表，所以对于外寄生蜂来说种间杀卵作用更容易一些。内寄生蜂产卵器的活动通常很隐蔽，因而对于内寄生蜂来说杀卵作用很难描述。因为第二头蜂通过杀卵行为为它们的后代减少了竞争，所以，不管在竞争中是第一头蜂还是其中的某一种蜂具有持续的优势，种间杀卵作用都能够主宰多寄生的结果，从而改变竞争优势（Strand，1986；Godfray，1994；Quicke，1997）。鉴于能量分配和补偿竞争理论，通常能够多寄生取胜的物种一般不会再选择种间杀卵作用。而对于在多寄生中处于劣势的物种来说，种间杀卵作用的代价也是巨大的。只有当体内含有被杀死的卵的寄主的质量与没被寄生的寄主质量相似，或更高于体内含有活着的竞争者的卵时，雌蜂才对种间杀卵作用具有强烈的嗜好性。

杀卵后的产卵行为可以被认为是多寄生的一种特殊形式，在这种形式中随后产卵的雌蜂通过杀死先前雌蜂的卵而增加了其自身后代存活的可能性。当第 1 头雌蜂的后代具有明显的竞争优势时第 2 头雌蜂一般会行使杀卵行为（Strand and Godfray，1989）。并且，杀卵作用只可能存在于能够分辨已寄生寄主和未被寄生的寄主，并能够找到寄主体内已经存在的寄生蜂卵且能将该卵杀死的寄生蜂中。Mayhew（1997）推测，杀卵作用应被使用在倾向产较大个体的卵，并且卵易于被定位的外寄生蜂种类上，因为它们的卵可以很快被发现和杀死。不过也有推测认为，虽然有些内寄生蜂所产卵的体积和寄主体积差异很大，但由于它们将卵精确地产于寄主体内某一固定位置，那么此类寄生蜂的卵就可以被杀卵作用致死。此外，当有些寄生蜂的卵可以通过某些外部特征被辨别出其在寄主体内的位置时，也可以发生杀卵作用，如一些跳小蜂科，它们的卵柄从寄主表皮突出来（Clausen，1940）。然而，如果第一头蜂将较小的卵产在了个体相对较大的寄主血淋巴内，或者是一些蚜虫寄生蜂所产的水肿的卵就不易受到杀卵作用的影响（Clausen，1940）。

对于内寄生蜂和外寄生蜂来说，种间杀卵作用意味着最终从多寄生的寄主体内成功羽化出来的个体就是最后行使杀卵作用并进行产卵行为的寄生蜂的后代。

2.2 内竞争的作用机制

寄主被多寄生后，在其体内一般含有 2 个或 2 个以上的寄生蜂个体。在多寄生寄主体内，具有竞争优势的一种寄生蜂后代打败处于劣势的另一种寄生蜂后代而存活下来（Godfray，1994）。这里通常包含两类竞争机制：物理攻击或生理（如化学）抑制（Clausen，1940；Fisher，1961；Salt，1961；Bartlett and Ball，1964；Stary，1970；Vinson，1972；Vinson and Iwantsch，1980）。对前面提到的单寄生型寄生蜂来说，发生内竞争的可能性更大（Quicke，1997）；并且这种竞争可以发生在异种寄生蜂间也可以发生在同种寄生蜂间（De Moraes and Mescher，2005）。许多膜翅目寄生蜂 1 龄幼虫具有大的下颚，并且随龄期的增长幼虫的下颚会逐渐退化或者消失，这样 1 龄幼虫就可以袭击和杀死同种后期的幼虫（Fisher，1961；Salt，1961）。例如当 *Cotesia marginiventris* Cresson 的竞争者先于其发育，*C.*

*marginiventris*的早期幼虫仍可以利用它们的下颚在种内和种间竞争中取胜（Rajapakse *et al.*，1992）。施祖华等（2004）在研究菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia plutellae* Kurdjumov（Hymenoptera：Braconidae）和半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum* Hellen（Hymenoptera：Ichneumonidae）的种间竞争时发现，绒茧蜂幼虫对弯尾姬蜂幼虫的物理攻击是影响内竞争结果的一个因素：绒茧蜂 1 龄幼虫具有强壮的镰刀形上颚和尾针，其镰刀形上颚可直接攻击竞争者，将弯尾姬蜂杀死。然而物理攻击并不是消灭对手的唯一机制（Strand，1986；Mackauer，1990）。生理抑制也是非常普遍的。如有些寄生蜂胚胎发育不久后短暂分泌的有毒分泌物、幼虫发育阶段中竞争者对其的饥饿和窒息、成蜂在产卵时注入的有毒物质等（Mackauer，1990）都是生理抑制典型的例子。在 De Moraes 和 Lewis（1999）及 De Moraes 和 Mescher（2005）的研究中，未发现两种竞争者间存在明显的物理攻击证据，但有明显的生理抑制根据。当 *Cardiochiles nigriceps* Viereck 幼虫比 *Microplitis croceipes* Cresson 幼虫早 16 h（接近于 *C. nigriceps* 卵成熟时间）发育时 *C. nigriceps* 就会在竞争中取胜，解剖后发现 *M. croceipes* 幼虫未完全发育；而当 *M. croceipes* 先于 *C. nigriceps* 产卵时，结果相反，*C. nigriceps* 幼虫个体较正常个体小而且头壳未鞣化。施祖华等（2004）也表示，生理抑制可能是影响菜蛾盘绒茧蜂和半闭弯尾姬蜂种间竞争结果的另一重要因素。

3 致死干扰竞争与生物防治

近年来生物防治作为一种较为安全的害虫防治措施越来越多地被人们采用，而且可被用于生物防治的天敌种类也越来越多；为了更为有效地进行害虫防治，研究者们倾向于同时释放一种以上的天敌昆虫来将害虫控制在经济阈值以下（Meyling *et al.*，2004）。但是，当不同种天敌以同一种害虫作为共同的猎物时，它们之间就会产生竞争。那么值得考虑的是，这种相互作用关系对靶标害虫的生物防治是促进还是破坏？因此在生物防治中是否引入多种可能存在竞争关系的天敌是一直以来争论的焦点。

致死干扰竞争是昆虫天敌间竞争的一种更为复杂的形式，对于有效生防物的筛选和引入以及整个生防系统群落的稳定性具有重要意义。有些科学家认为天敌间的干扰作用会破坏对目标害虫的有效防治。Turnbull 和 Chant（1961）及 Ehler 和 Hall（1982）坚持筛选天敌种类并只释放最有效的天敌；Burton 和 Starks（1977）发现复寄生蜂 *Alloxysta*（= *Charips*）sp.（Hymenoptera：Charipidae）可以降低初级寄生蜂 *Schizaphis graminum* Rondani（Homoptera：Aphididae）对温室中 *Lysiphlebus testaceipes* Cresson（Hymenoptera：Braconidae）种群的控制作用。然而也有不少科学家的研究证明了相反的观点。几种自复寄生蜂已作为生防物被成功用于生物防治（Dowell *et al.*，1979；Rose and DeBach，1981；Bográn and Heinz，2002；Hunter *et al.*，2002）；Bográn 和 Heinz（2002）以烟粉虱为寄主对其 3 种寄生蜂丽蚜小蜂、硕恩蚜小蜂和蒙氏桨角蚜小蜂在棉田内的种间竞争进行了研究，结果发现 3 种寄生蜂间虽存在竞争关系，但并不影响对寄主种群的控制。

天敌间的致死干扰作用直接影响着有害生物的生物防治效果，所以更好的理解致死干扰作用是采取有效生物防治措施的基础。

4 结语与展望

致死干扰竞争作用是影响生物群落结构、种群丰富度及物种进化的一种极端竞争形式，其功能上的重要性已经逐渐被人们认识。已有的研究表明，致死干扰竞争作用实质上是一种多物种之间的关系类型，它的强度大小既影响着生防目标生物的种群数量，还影响着其多种天敌的种群发展，从而决定着有害生物的生物防治效果。

鉴于已有的研究尚未形成关于天敌间相互作用及其机制的一致性结论，而引入外来生物将对本地生物群落产生广泛的影响，这就要求我们在引进或释放特定外来天敌时，必须针对性地明确各种天敌之间的兼容性、认真研究物种间的相互干扰作用类型及其机理，弄清它对已有天敌及目标害虫的种群动态的影响，从而更好地预知致死干扰作用在特定条件下如何促进或减弱生防作用，提高田间自然天敌释放的生防效果。此外，对引入外来天敌昆虫的自然生物群落中除本地天敌昆虫和目标害虫以外的其他生物所发生变化的调查研究将是全面评估所引入天敌的生态风险，指导最终田间释放天敌昆虫进行害虫生物防治的必需工作。

参 考 文 献（References）

Arakawa R，1987. Attack on the parasitized host by a primary solitary parasitoid，*Encarsia formosa*（Hymenoptera，Aphelinidae）：the 2nd female pierces，with her ovipositor，the egg laid by the first one.

Appl. Entomol. Zool., 22: 644 – 645.

Avilla J, Anadón J, Sarasúa MJ, Albajes R, 1991. Egg allocation of the autoparasitoid *Encarsia tricolor* at different relative densities of the primary host (*Trialeurodes vaporariorum*) and two secondary hosts (*Encarsia formosa* and *E. tricolor*). *Ent. Exp. Appl.*, 59: 219 – 227.

Bartlett BR, Ball JC, 1964. The developmental biologies of two encyrtid parasites of *Coccus hesperidum* and their intrinsic competition. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 57: 496 – 503.

Bográn CE, Heinz KM, 2002. Host selection by the heteronomous hyperparasitoid *Encarsia pergandiella*: multiple-choice tests using *Bemisia argentifolii* as primary host. *Entomol. Exp. Appl.*, 103: 11 – 21.

Burton LD, Starks KJ, 1977. Control of a primary parasite of the greenbug with a secondary parasite in greenhouse screening for plant resistance. *J. Econ. Entomol.*, 70: 219 – 220.

Clausen CP, 1940. Entomophagous Insects. McGraw-Hill Co., New York. 688 pp.

Collier TR, Hunter MS, 2001. Lethal interference competition in the whitefly parasitoids *Eretmocerus eremicus* and *Encarsia sophia*. *Oecologia*, 129: 147 – 154.

Collier TR, Hunter MS, Kelly SE, 2007. Heterospecific ovicide influences the outcome of competition between two endoparasitoids, *Encarsia formosa* and *Encarsia luteola*. *Ecol. Entomol.*, 32: 70 – 75.

Collier TR, Kelly S, Hunter MS, 2002. Egg size, intrinsic competition, and lethal interference in the parasitoids *Encarsia pergandiella* and *Encarsia formosa*. *Biol. Control*, 23: 254 – 261.

Crombie AC, 1947. Interspecific competition. *J. Animal Ecol.*, 16: 44 – 73.

Darrouzet E, Imbert E, Chevrier C, 2003. Self-superparasitism consequences for offspring sex ratio in the solitary ectoparasitoid *Eupelmus vuilleti*. *Entomol. Exp. Appl.*, 109: 167 – 171.

De Moraes CM, Cortesero AM, Stapel JO, Lewis WJ, 1999. Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. *Ecol. Entomol.*, 24: 402 – 410.

De Moraes CM, Lewis WJ, 1999. Analyses of two parasitoids with convergent foraging strategies. *J. Insect Behav.*, 12: 571 – 583.

De Moraes CM, Mescher MC, 2005. Intrinsic competition between larval parasitoids with different degrees of host specificity. *Ecol. Entomol.*, 30: 564 – 570.

Dorn S, Beckage NE, 2007. Superparasitism in gregarious hymenopteran parasitoids: ecological, behavioural and physiological perspective. *Physiol. Entomol.*, 32: 199 – 211.

Dowell RV, Fitzpatrick GE, Reinert JA, 1979. Biological control of citrus blackfly in Southern Florida. *Environ. Entomol.*, 8: 595 – 597.

Ehler LE, Hall RW, 1982. Evidence for competitive exclusion of introduced natural enemies in biological control. *Environ. Entomol.*, 11: 1 – 4.

Fisher RC, 1961. A study in insect multiparasitism. II. The mechanism and control of competition for possession of the host. *J. Exp. Biol.*, 38: 605 – 628.

Force DC, 1974. Ecology of insect host-parasitoid communities. *Science*, 184: 624 – 632.

Force DC, 1985. Competition among parasitoids of endophytic hosts. *Am. Nat.*, 126: 440 – 444.

Gause GF, 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland, USA.

Ge F, 2008. Principle and Methods of Insect Ecology. Higher Education Press, Beijing. 67 – 74. [戈峰, 2008. 昆虫生态学原理与方法. 北京: 高等教育出版社. 67 – 74]

Gerling D, 1983. Observations of the biologies and interrelationships of parasites attacking the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (West.), in Hawaii. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.*, 24: 217 – 225.

Giron D, Rivero A, Mandon N, Darrouzet E, Casas J, 2002. The physiology of host feeding in parasitic wasps: implications for survival. *Funct. Ecol.*, 16: 750 – 757.

Godfray HCJ, 1994. Paraditoids. Behacioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Harvey JA, Gols R, Strand MR, 2009. Intrinsic competition and its effects on the survival and development of three species of endoparasitoid wasps. *Entomol. Exp. Appl.*, 130: 238 – 248.

Hunter MS, Collier TR, Kelly SE, 2002. Does an autoparasitoid disrupt host suppression provided by a primary parasitoid? *Ecology*, 83(5): 1459 – 1469.

Hunter MS, Kelly SE, 1998. Hyperparasitism by an exotic autoparasitoid: secondary host selection and the window of vulnerability of conspecific and native heterospecific hosts. *Entomol. Exp. Appl.*, 89: 249 – 259.

Infante F, Mumford J, Baker P, Barrera J, Fowler S, 2001. Interspecific competition between *Cephalonomia* stephanoderis and *Prorops nasuta* (Hym., Bethylidae), parasitoids of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Col., Scolytidae). *J. Appl. Entomol.*, 125: 63 – 70.

Jervis M, Kidd N, 1996. Insect Natural Enemies: Practical Approaches to Their Study and Evaluation. Chapman and Hall, New York.

Jervis MA, Kidd NAC, 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.*, 61: 395 – 434.

Khafagi WE, Hegazi EM, 2008. Does superparasitism improve host suitability for parasitoid development? A case study in the *Microplitis rufiventris-Spodoptera littoralis* system. *BioControl*, 53: 427 – 438.

Lewis WJ, Vet LEM, Tumlinson JH, van Lenteren JC, Papaj DR, 1990. Variations in parasitoid foraging behavior: essential element of a sound biological control theory. *Environ. Entomol.*, 19: 1183 – 1193.

Ma KZ, Hao SG, Zhao HY, Kang L, 2004. Intraguild predation in the insect communities. *Entomol. Knowl.*, 41(3): 191 – 197. [马克争, 郝树广, 赵惠燕, 康乐, 2004. 昆虫群落中的集团内捕食作用. 昆虫知识, 41(3): 191 – 197]

Mackauer M, 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. In: Mackauer M, Ehler LE, Roland J eds. Critical Issues in Biological Control, Intercept, Andover, UK. 41 – 62.

Mahmoud AMA, Lim UT, 2008. Host discrimination and interspecific competition of *Trissolcus nigripedius* and *Telenomus gifuensis* (Hymenoptera: Scelionidae), sympatric parasitoids of *Dolycoris baccarum* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biol. Control*, 45: 337 – 343.

Mayhew PJ, 1997. Fitness consequences of ovicide in a parasitoid wasp. *Entomol. Exp. Appl.*, 84: 115 – 126.

Meyling NV, Enkegaard A, Brodsgaard H, 2004. Intraguild predation by *Anthocoris nemorum* (Heteroptera: Anthocoridae) on the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae). *Biocontrol Sci. Technol.*, 14: 627 – 630.

Mucheru OM, Jiang N, Kongoro J, Bruce AY, Schulthess F, 2009. Intrinsic competition between two oligophagous parasitoids, *Sturmiopsis parasitica* and *Cotesia sesamiae*, attacking the same life stages of lepidopteran cereal stemborers. *Entomol. Exp. Appl.*, 130: 10 – 20.

Netting JF, Hunter MS, 2000. Ovicide in the whitefly parasitoid, *Encarsia formosa*. *Anim. Behav.*, 60: 217 – 226.

Perez-Lachaud G, Batchelor TP, Hardy ICW, 2004. Wasp eat wasp: facultative hyperparasitism and intra-guild predation by bethylid wasps. *Biol. Control*, 30: 149 – 155.

Price PW, Westoby M, Rice B, 1988. Parasite-mediated competition: some predictions and tests. *Am. Nat.*, 131: 544 – 555.

Quicke DLJ, 1997. Parasitic Wasps. Chapman and Hall, London.

Rajapakse RH, Waddill VH, Ashley TR, 1992. Effect of host age, parasitoid age and temperature on interspecific competition between *Chelonus insularis* Cresson, *Cotesia marginiventris* Cresson, and *Microplitis manilae* Ashmead. *Insect Sci. Appl.*, 13: 87 – 94.

Rose M, DeBach P, 1981. Citrus whitefly parasites established in California. *Calif. Agr.*, 36 (7&8): 21 – 23.

Salt G, 1961. Competition among insect parasitoids. In: Milthorpe FL ed. Symposia of the Society for Experimental Biology, XV, Mechanisms in Biological Competition. Academic Press, London. 96 – 119.

Shi ZH, Li QB, Li X, Liu SS, 2004. Interspecific competition between *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) and *Cotesia plutellae* (Hymenoptera: Braconidae) in parasitizing *Plutella xylostella* larvae. *Acta Entomol. Sin.*, 47(3): 342 – 348. [施祖华，李庆宝，李欣，刘树生，2004. 半闭弯尾姬蜂与菜蛾盘绒茧蜂寄生菜蛾幼虫时的种间竞争. 昆虫学报，47(3): 342 – 348]

Stary P, 1970. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. *Seri. Entomol.*, 6: 1 – 643.

Strand MR, 1986. The physiological interactions of parasitoids with their hosts and their influence on reproductive strategies. In: Waage J, Greathead D eds. Insect Parasitoids. Academic Press, London. 97 – 136.

Strand MR, Godfray HCJ, 1989. Superparasitism and ovicide in parasitic Hymenoptera: theory and a case study of the ectoparasitoid *Bracon hebetor*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24: 421 – 432.

Tillman PG, Powell JE, 1992. Intraspecific host discrimination and larval competition in *Microplitis croceipes*, *Microplitis demolitor*, *Cotesia kazak* (Hym.: Ichneumonidae) *Hyposoter didymator* (Hym.: Ichneumonidae), parasitoids of Heliothis virescens (Lep.: Noctuidae). *Entomophaga*, 37: 429 – 437.

Tumlinson JH, Lewis WJ, Vet LEM, 1993. How parasitic wasps find their hosts. *Sci. Am.*, 3: 100 – 106.

Turnbull AL, Chant DA, 1961. The practice and theory of biological control of insects in Canada. *Can. J. Zool.*, 39: 697 – 753.

Ueno T, 1999. Multiparasitism and host feeding by solitary parasitoid wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) based on the pay-off from parasitized hosts. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 92(4): 601 – 608.

van Alebeek FAN, Rojas-Rousse D, Lévèque L, 1993. Interspecific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. *Entomol. Exp. Appl.*, 69: 21 – 31.

van Alphen JJM, Visser ME, 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.*, 35: 59 – 79.

van Lenteren JC, 1987. Environmental manipulation advantageous to natural enemies of pests. In: Delucchi V ed. Integrated Pest Management: Quo Vadis? Parasitis 1986 Symposium Book, Geneve, Switzerland. 123 – 166.

van Strien-van Liempt WTFH, 1983. The competition between *Asobara tabida* Nees von Esenbeck, 1834 and *Leptopilina heterotoma* (Thonson, 1862) in multiparasitized hosts. I. The course of competition. *Neth. J. Zool.*, 33: 125 – 163.

Vinson SB, 1972. Competition and host discrimination between two species of tobacco budworm parasitoids. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 65: 229 – 236.

Vinson SB, Iwantsch GF, 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.*, 25: 397 – 419.

Walter GH, 1983. 'Divergent male ontogenies' in Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): a simplified classification and a suggested evolutionary sequence. *Biol. J. Linn. Soc.*, 19: 63 – 82.

Wang XG, Messing RH, 2003. Intra- and interspecific competition by *Fopius arisanus* and *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of tephritid fruit flies. *Biol. Control*, 27: 251 – 259.

Williams T, 1991. Host selection and sex ratio in a heteronomous hyperparasitoid. *Ecol. Entomol.*, 16: 377 – 386.

Yamada YY, Ikawa K, 2003. Adaptive significance of facultative infanticide in the solitary parasitoid *Echthrodelphax fairchildii*. *Ecol. Entomol.*, 28: 613 – 621.

Yamada YY, Kitashiro S, 2002. Infanticide in a dryinid parasitoid, *Haplogonatopus atratus*. *J. Insect Behav.*, 15: 415 – 427.

Yu DS, Luck RF, Murdoch WW, 1990. Competition, resource partitioning and coexistence of an endoparasitoid *Encarsia pernisciosi* and an ectoparasitoid *Aphytis melinus* of the California red scale. *Ecol. Entomol.*, 15: 469 – 480.

Zang LS, Liu TX, 2007. Intraguild interactions between an oligophagous predator, *Delphastus catalinae* (Coleoptera: Coccinellidae), and a parasitoid, *Encarsia sophia* (Hymenoptera: Aphelinidae), of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Biol. Control*, 41: 142 – 150.

（责任编辑：袁德成）